УДК 56.017.551.891

П. В. Пучков

НЕКОМПЕНСИРОВАННЫЕ ВЮРМСКИЕ ВЫМИРАНИЯ

СООБЩЕНИЕ 3. ПЕРЕПРОМЫСЕЛ, «НЕДОПРОМЫСЕЛ» И ДРУГИЕ ФАКТОРЫ

Ключевую роль людей в вюрмских вымираниях оспаривают по следующим мотивам: люди, как и любые хищники, не могли искоренять добычу (Guilday, 1967; Krantz, 1970; Kurten, Anderson, 1980; Sutcliffe, 1986; и др.)*; люди были малочисленны, плохо вооружены, жили «в гармонии» с природой (там же; Дорст, 1968; Величко. 1973; и др.); охоты на гигантов не доказаны (Kowalski, 1967; Klein, 1974; 1978; Horton, 1984; Чубур, 1991); выжигания улучшали пастбища (Hester, 1967; Guthrie, 1984; и др.); вымирания совпадали не с появлением людей, а с ландшафтно-климатическими преобразованиями (там же; Верещагин, 1971 и др.; Horton, 1984; и мн. др.); вымерли многие формы, которых почти или совсем не добывали, а многие часто добывавшиеся — выжили (там же); множество вымираний было до человека.

Однако вюрмские вымирания отличались от более древних рядом особенностей (Пучков, 1989 а). Прочие доводы отчасти справедливы по отношению ко многим животным, но не к гигантам. Некомпенсированные вюрмские вымирания (в Старом Свете и отдельные довюрмские) предложено разделить на **первичные** и **вторичные.** Первые обусловлены прямым воздействием человека, вторые — биоценотическими нарушениями вследствие первичных вымираний (там же; Owen-Smith, 1987).

Первичные вымирания гигантов-эдификаторов. Хищники не искореняют виды жертв, если те достаточно резистентны, а хищники не могут поддерживать свою численность альтернативной добычей, либо подавляются независимыми от жертвы факторами. При несоблюдении этих условий менее стойкие виды жертв вытесняются резистентными конкурентами или выедаются поголовно, как сотни видов и тысячи популяций зверей, птиц, рептилий, рыб, насекомых, моллюсков, уничтоженных хищниками за 5 последних веков (Hester, 1967; Дорст, 1968; Риклефс, 1979; Биология..., 1983; Diamond, 1984; Baes, 1987; Savidge, 1987; и мн. др.). Хищники эти были завозными либо местными, но действовавшими в изменившихся биотопах или вышедшими из-под контроля хищников высшего порядка (там же).

Равновесная модель «хищник—жертва» непригодна для вюрмских экосистем, испытывавших многообразные антропо-, био-, и климатогенные потрясения. Люди были хищниками, вышедшими из-под контроля прежних хищников-доминантов (Пучков, 1989 а). Гигантские фитофаги, наиболее привлекательные и заметные из жертв людей, одновременно являлись наименее плодовитыми и, как следствие, наименее резистентными (Пидопличко, 1951; Owen-Smith, 1987; и мн. др.).

Стадию добывания только мелкой дичи предки людей миновали еще будучи рамапитеками (Poirier, 1973). На стоянках хабилисов *(Australopithecus habilis)* и даже австралопитеков *(A. africanus)*, живших 3—1 млн. л. н., обнаружены расколотые кости сиватериев, носорогов, бегемотов, хоботных и даже скелеты слона Рекка *(Elephas*

* Источники, не включенные в список литературы данного сообщения, приведены в таковых предыдущих (Пучков, 1991; 1992).

recki) и динотерия *(Deinotherium bosazi)*, мясо с которых было счищено каменными орудиями (Кларк, 1977; Brain, 1981; и др.). Для археo- *(Homo erectus)*, палео- *(H. sapiens* не номинативного подвида) и неоантропов (*H. s. sapiens*) толстокожие были обычной, часто даже преобладающей, добычей. В Палеарктике их промысел достигал апогея то в конце минделя (лесной слон в Испании), то в рисс-вюрме и начале вюрма (лесной носорог в Германии и Испании), то в разные фазы вюрма (мамонт и шерстистый носорог); после апогея наступал спад промысла по мере вымирания добычи (Пидопличко, 1951 и др.; Ефименко, 1953; Корнієць, 1962; Верещагин, 1971 и др.; Kurten, 1968, 1976; Татаринов, 1969 и др.; Freeman, 1973; Богуцкий и др., 1974; Гладилин, 1974; Бадер, 1977; Иванова, 1977; Butzer, 1977; Алексеева Э., 1980; Mania, 1983; Liu, Li, 1984; Петрин, 1986; Крупник, 1989; и мн. др.). Со слоноборцами сосуществовали орды, не добывавшие гигантов — многие жители гор, пустынь и морских побережий.

Иногда считают, что люди не добывали гигантов (Kowalski, 1967), а ели их трупы (Klein, 1978) и собирали для постройки жилищ кости, очищенные хищниками или (и) вымытые рекою из «мамонтовых кладбищ» (Klein, 1974; Чубур, 1991). Но эти «мертвые» кости могли принадлежать животным, убитым и съеденным за годы и тысячелетия до сооружения конкретного жилища (Clutton-Brock, 1989). Практиковалось и повторное использование костей из старых жилищ (Крупник, 1989). Низкая естественная смертность толстокожих (Owen-Smith, 1989) укрепляет мнение (Алексеева Э., 1980; и др.) о ведущей роли людей в образовании хотя бы части «мамонтовых кладбищ». За активную охоту говорит преобладание на многих стоянках остатков молодых толстокожих (Корнієць, 1962; Крупник, 1989; и мн. др.). В других случаях возрастной избирательности нет, но это определенно связано с эффективностью способов охоты (Krantz, 1970; Алексеева, 1980; Урбанас, 1980; и др.).

Превращать «троглодитов» в «трупоглотов» не следует и потому, что современные охотничьи племена добывали (и добывают !) толстокожих многими примитивными средствами: одиночные охотники скрадывали, подстерегали или догоняли гигантов, поражая их специальными или обычными копьями в «убойные» места, что влекло мгновенную (удары в сердце и пониже уха) или постепенную (глубокие раны в брюхо или пах) гибель; задача облегчалась, если другие охотники отвлекали жертву; любое место становилось «убойным» при использовании стрел и копий, отравленных некоторыми ядами; другие яды действовали, если острие поражало суставы; при групповых охотах достигал цели неизбирательный «дождь» из обычных дротиков; бегемотов разили гарпунами; широко использовали замаскированные ловчие ямы (с кольями и без них), ловчие изгороди, сети из лиан (в лесах), всевозможные самоловы; применялись огневые и неогневые загонные охоты, когда животных гнали на обрывы или рукотворные ловушки; практиковали кольцевое поджигание «слоновой травы» с последующим избиением обожженных и обезумевших животных, часто остававшихся без глаз и ступней; иногда оставляли неподожженный проход, за которым встречали зверей ловчими ямами или отравленным оружием (Ливингстон, 1955; Lithgow, 1961; Cloudsley-Thompson, 1967; Wilson, Ayerst, 1976; Kingdon, 1979; Penny, 1987; и мн. др.). Такие охоты сметали подчас не только стада, но и популяции толстокожих (Olivier, 1978; Thornbahn, 1984; и др.). Копейные охоты требовали силы, ловкости, глазомера, но не больше, чем иные современные профессии. У ряда племен мужчиной считался (или считается) только убивший мощного зверя. При этом, к негодованию европейцев, не делают разницы между слоном и слоненком (Вагнер, 1987). Но, набив руку на недоростках, охотник меньше рискует, выходя затем на матерого зверя. Копая ямы-ловушки, бушмены и туземцы Суматры рыхлят почву палками с заостренным и обожженным концом (Борисковский, 1979). Эффективность ловушек повышают, предварительно пугая зверей (Cloudsley-Thompson, 1967). Последние проигрывают, не умея оценить размеры опасности. Равно губительны нападения на охотников с отравленным оружием (Куиличи, 1974) и робость перед безоружными загонщиками, включая детей (Бауэр, 1964; и др.). Порой загонщики пугают слонов барабанным боем или шуршанием ветвей и бамбука, а слоны — не решаются сломать непрочные ловчие изгороди (там же; Cloudsley-Thompson, 1967; Вагнер, 1987).

Перечисленные способы вероятно, либо определенно, использовались и в палеолите. Кроме них могли существовать и приемы, забытые по изменению оружия и традиций (Верещагин, 1971; Freeman, 1973). Едва ли первым способом была загонная охота: для нее нужен страх жертвы. Пралюди могли внушить его лишь научившись убивать гигантов в ближнем бою. Нелегко представить, как отваживались на это хабилисы (*Australopithecus habilis*) ростом менее 1,5 м. Впрочем низкорослость скорее помогает пигмею подкрасться к слону, глубоко вонзить ему копье в пах или брюхо и ускользнуть после удара (Cloudsley-Thompson, 1967; Родригес..., 1972; и др.). Цепляя растительность, копье рвет сосуды и кишки, пока слон не гибнет. Хабилисы могли аналогично использовать колья из твердой древесины или бамбука. Кисть хабилиса, способная к «...зажиму огромной мощности» (Борисковский, 1979, с. 33), доказывает, что он мог ударить посильнее пигмея. На первых порах такую охоту облегчало отсутствие у гигантов страха перед новыми врагами. А с появлением страха возникла возможность загонных охот: вышеупомянутые динотерий и слон Рекка были, повидимому, загнаны хабилисами в болото (Leakey, 1971 — цит. по Семенов, 1989). Эффективность загонов многократно возросла, когда люди овладели огнем. Неслучайно в ряде регионов обнаружены следы пожаров, синхронных поселениям охотников на толстокожих (Butzer, 1977; Кларк, 1977; Иванова, 1977; Уайт, Браун, 1978; и др.). Зверей гнали то в болото, то к речным и овражным обрывам (там же). Огневые охоты были результативным (там же; Корнієць, 1962; Керам, 1979; и др.), но далеко не единственным способом.

Копательные палки, обнаруженные на некоторых стоянках, годились для рытья ловчих ям (Борисковский, 1979). Позднепалеолитические мотыги из бивня мамонта и рога оленя считают пригодными для рытья ям в мерзлом грунте (там же), но скорее для этого предпочитали рыхлые приречные наносы (Верещагин, 1971). Закаливая огнем острия деревянных копий, люди усилили это оружие. Остатки таких копий найдены на ашельских стоянках Англии и Испании, а из Германии (Леринген) известно целое тиссовое копье, оставленное между ребрами убитого лесного слона (Борисковский, 1979). Это были тяжелые копья ближнего боя. В позднем палеолите Северной Евразии для него применяли копья с наконечниками из мамонтового бивня длиной 0,3—1,0 м и даже 1,3—2,4-метровые копья, целиком выструганные из невыпрямленных (Пидопличко, 1976) или выпрямленных особым способом бивней (Бадер, 1977; Ермолов, 1982; Крупник, 1989). «Убойные» места охотники знали великолепно. На рисунке лесного слона из грота Пиндаль (Испания) показано (Krause, 1978, p. 66) расположение сердца. В сердце или печень метил, вероятно, охотник, оставивший обломок кремневого наконечника в ребре мамонта, найденном в Костёнках Воронежской обл. (Праслов, 1991). В Венесуэле найден скелет молодого мастодонта с каменным наконечником в тазовой полости (Gruhn, Bryan, 1984). Со временем толстокожих стали бить дротиками, запуская их копьеметалкой. При попадании в брюхо или межреберья это позволяло смертельно ранить зверя с расстояния в десятки метров (Верещагин, 1971). Так охотились многие палеоиндейцы (Керам, 1979; Фризон, 1989).

Изобретение и совершенствование способов охоты на гигантов стимулировалось стремлением получать больше мяса в единицу времени (Freeman, 1973; Уайт, Браун, 1978; и др.). Позже присоединился спрос на кости и бивни, как материал для орудий, топливо и стройматериалы (Пидопличко, 1976 и др.; Борисковский, 1979; и др.) и соображения охотничьего престижа. Первыми «наставниками» гоминид в копейной охоте на толстокожих могли быть (Пучков, 1989 а) саблезубы *Homotherium*, вероятно разрывавшие клыками брюшную стенку юных хоботных (Kurten, Anderson, 1980). Коллективным действиям с отвлечением внимания жертвы и загонным охотам пралюдей «обучали» стайные хищники (Shaller, 1972). Изобретению ловчих ям помогли случаи падения зверей в естественные расселины (Верещагин, 1979), а открытию природных ядов — случаи отравления людей и животных.

Регламентированность охоты у современных охотничьих племен не опровергает возможности первобытного перепромысла, ибо является, скорее всего, следствием ос-

кудения мегафауны. Да и соблюдается она не всегда (Martin, 1984; Diamond, 1984). Казалось бы, европейцы, радикальнее аборигенов преобразившие биотопы Вест-Индии и Океании, должны были и видов погубить гораздо больше. В действительности они уничтожили несопоставимо меньше форм, чем «дикари», искоренявшие наименее резистентные к человеку формы (там же; Hooijer, 1967). Например, все виды моа уничтожены не расовой старостью, как считали недавно (Дорст, 1968), а человеком (Anderson, 1984). Пока моа было много, полинезийцы отрубали лишь ляжки птиц, выбрасывая остальное (там же). Столь же далеки от образа «благородных дикарей» многие палеоиндейцы, отрезавшие у убитых хоботных лишь лакомые части (Керам, 1979; и др.). Количество животных, погибавших в огневых и иных палеолитических охотах, зачастую далеко превышало потребности людей (там же; Пидопличко, 1951 и др.; Крупник, 1989; и мн. др.). Потери гигантов по вине человека были намного выше, чем позволяют судить ископаемые свидетельства: крупные туши часто утилизировались вне стоянок (Freeman, 1973; Brain, 1981; Крупник, 1989). Ускользнувшие, но раненные в брюхо, исполины погибали впоследствии. Люди нападали на животных в пунктах, критически важных для жизнедеятельности популяций — у водопоев, солонцов, переправ, в местах сезонных скоплений (Корнієць, 1962; Верещагин, 1971; и др.). Зимой зверей беспокоили на склонах, с которых сдувался снег, в местах, защищенных от ветра, в лесках, богатых веточным кормом, где зимовку облегчало утаптывание снега всем стадом. В засушливых зонах животным досаждало поселение людей у сохранявшихся водоемов. Гонимые от воды и пищи, отбиваемые от стад, вынужденные в одиночку передвигаться по глубокоснежью, животные, особенно молодняк, слабели и ненормально часто погибали от болезней, непогоды и хищников (Алексеева Э., 1980). Косвенная гибель от причинявшегося таким путем в трудный сезон беспокойства на порядки превосходила прямую (Верещагин, 1971). Именно в трудные сезоны чаще нарушались охотничьи запреты, возникавшие лишь в ответ на оскудение мегафауны (Алексеева Э., 1980). Наконец, меры, способствовавшие процветанию некоторых охотничьих видов, могли косвенно угнетать их конкурентов (Krantz, 1970).

Расчеты, доказывающие возможность (Будыко, 1971; Mosimann, Martin, 1975; Whittington, Dyke, 1984) или невозможность (Верещагин, 1971; Величко, 1973; MacNeish, 1976) древнего перепромысла, одинаково ненадежны (Пучков, 1989 а). Как учесть совершенствование способов охоты, ускорявшее перепромысел, и тормозившую его эволюцию поведения жертв? Говоря о малочисленности охотников, забывают, что при охотничьем укладе перенаселение наступит при плотности, смехотворно низкой для экономики скотоводов или земледельцев, и о том, что одинаковое количество охотников по-разному опасно неодинаково плодовитым жертвам. При общей малочисленности населения, «слоноборцев» в палеолите могло быть больше, чем впоследствии, когда добывание крупной дичи уже не было уделом основной массы мужчин. Сколь бы ни было мало позднепалеолитическое население, оно стало на порядки плотнее, чем прежде (Гладилин, 1974; Klein, 1974; Семенов, 1989; и др.). Относительная перенаселенность вынуждала людей заселять избегавшиеся прежде высокогорья (Freeman, 1973) и расселяться в Сибирь, Америку и Австралию (Liu, Li, 1984; Крупник, 1989). Она же обусловила усиление давления людей на мегафауну, вследствие чего крупнейшие, наименее плодовитые формы оказались ввергнуты в стойкую депрессию, чреватую гибелью от «случайных» причин (см. ниже).

Утверждения о редкости позднепалеолитического населения Сибири (Kowalski, 1967; Шер, 1971; и мн. др.) основаны на ее современной малонаселенности в сравнении с земледельческими районами (Пучков, 1989 а), а не на вюрмских реалиях, говорящих об «...исключительной демографической емкости...» тундростепей и криофитных саванн для первобытных общин (Массон, 1989, с. 5). Поскольку основой существования людей тогда являлась охота на мегафауну, плотность которой в Сибири была очень высока (Верещагин, 1988), гораздо вероятнее достаточная населенность Сибири **по позднепалеолитическим меркам.**

Меньшее, чем в Европе, количество обнаруженных стоянок — результат худшей изученности. Их число стремительно растет по мере исследований (Петрин, 1986; Васильевский и др., 1988; и др.).

Сокращение численности людей из-за депрессии гигантов (Будыко, 1971; Долуханов, 1989) не спасало последних, убывавших в числе скорей, чем охотники, промышлявшие альтернативную добычу (Пучков, 1989 а). Налицо аналогия с вымиранием моа (Anderson, 1984) и слонов восточной Кении в XVIII в. (Thornbahn, 1984), где число охотников тоже сократилось, но не настолько, чтобы жертвы восстановили численность, достаточную для жизнеспособности популяций. Племя вамбиша, истребив слонов, покинуло нынешний парк Цаво, когда его покрыл непролазный буш (там же), столь же непохожий на прежнюю лесосаванну, как нынешняя тайга непохожа на «мамонтогенные» парковые леса и лесолугостепи.

Правило утраты навыков добывания редкой дичи из-за переключения охотников на многочисленную добычу (Krantz, 1970) не сработало в отношении исполинов (Пучков, 1989 а). Они были настолько ценной и заметной добычей, что люди продолжали их находить даже при крайней малочисленности (Martin, 1984). Их добывание становилось уже вопросом не столько материальной потребности, сколько престижа или использования частей их тела в магических и псевдомедицинских целях. Это побуждало хотя бы некоторых охотников сохранять навыки охоты на исполинов. Они передавали умение остальным, если численность гигантов все же возрастала и их регулярная эксплуатация вновь становилась возможной. В результате популяции исполинов удерживались при неестественно низкой плотности на протяжении ряда поколений. В таких популяциях отбор не противодействует генному дрейфу, ведущему к гомозиготизации, снижению изменчивости, распространению невыгодных признаков, даже если эффективная численность достаточна для предотвращения инбридинга (Биология..., 1983). Многие гены теряются, популяция не эволюирует адекватно разнонаправленным изменениям среды (там же). Настоящий инбридинг уничтожал особо малочисленные остаточные популяции (Татаринов, 1969; и др.), если их не сметали причины, рассматриваемые ниже.

Малая исходная численность популяций повышает риск их гибели от чрезмерно холодных или многоснежных зим, засух, бескормицы, пожаров, наводнений, извержений, лавин и оползней. Такие события губят и многочисленные, но локальные популяции. Если вид не угнетен повсеместно, пострадавшие популяции обновляются особями из других регионов, приток которых снимает и вредные эффекты генного дрейфа. Но он иссякает, если и соседние популяции малочисленны: при незаполненности экологической емкости среды нет важнейшего стимула к расселению (Биология..., 1983). Вид не расселяется, даже когда расширяются подходящие биотопы.

Поэтому, например, ареал мамонтов не расширился в дриасовые похолодания. (Пучков, 1989 б).

Считалось, что эпизоотии не вызывают вымираний, затухая, когда «... изреженность населения прервет контакт...» больных особей со здоровыми, или раньше, из-за выработки иммунитета (Северцов, 1951, с. 106). Но многие заразные болезни поражают широкий круг неодинаково резистентных хозяев (Эпизоотология, 1974; Kingdon, 1982). Представители малочисленных видов могут заражаться от особей многочисленного вида. Это опасно для редких видов, если их изреженность обусловлена изначально не болезнью (тогда действительно много иммунных особей), а иными причинами. Так, некоторые птицы Гавайев погибли от птичьей малярии, заразившись от завозных птиц (Steadman et al., 1990). Последнее стадо туров *(Bos primigenius)* уничтожено чумой рогатого скота, передавшейся от домашних коров (Kowalski, 1967). Остаточная, по вине человека, популяция черноногого хоря *(Mustela nigripes)* истреблена чумкой, неспособной уничтожить симпатричных с ним собачьих и куньих, резистентных к антропическому прессу (Thorne, Williams, 1988). Эпизоотии, как и локальные катастрофы (см. выше), могли и в

вюрме добивать популяции, угнетенные прямыми и косвенными воздействиями человека (Татаринов, 1969; Пучков, 1989 а).

Вымирания других животных. Большинство их **вторичны,** будучи обусловлены **выпадением гигантов** из экосистем, изменившим условия существования животных разных трофических уровней. В ряде регионов зоогенные парковые леса, саванны и лесолугостепи были вытеснены сомкнутыми климаксными древостоями или высокотравьем, непригодными для поддержания жизнеспособных популяций многих представителей мегафауны (Пучков, 1989 а). В ландшафтах, открытых по абиотическим причинам (тундры, степи, заливные луга, климатогенные саванны и др.), растительность стала менее мозаичной, а значит — пригодной для сосуществования меньшего количества видов крупных зверей (Quarternary extinctions, 1984; и др.).

Более монотонные, чем прежде, фитоценозы создавал и человек с помощью **выжиганий.** Пожары участились как из-за высыхания несъеденной гигантами травы, так и из-за поджогов с теми же целями («огневые» охоты, стимулирование отрастания молодой растительности, сбор испекшихся животных и др.), что у нынешних охотничьих племен (Кларк, 1977; Diamond, 1984; и др.). Роль пожаров в плейстоценовых вымираниях отрицают, указывая на отрастание после них молодой травы и на то, что они вспыхивают и от природных причин (Guilday, 1967; Hester, 1967; Horton, 1984). Оба довода неточны. Люди палеолита резко участили пожары (Уайт, Браун, 1978; Kingdon, 1979, 1982; Hope, 1984; Kershaw, 1984; и др.). Усиление и учащение пожаров на фоне угасания гигантских травопожирателей создавало формации, неподходящие для фитофагов, предпочитавших пирофобную растительность. Растительность современных высокотравных прерий, эвкалиптовых лесов, часто горящих саванн значительно менее мозаична, чем произраставшая в прежних редко горевших саваннах и редколесьях (там же; Owen-Smith, 1987; 1989). Учащение пожаров было выгодно не всем, а лишь конкурентоспособным в новых условиях видам фитофагов (Пучков, 1989 а; 1989 б).

Выпадение исполинов и учащение выжиганий **нарушило сукцессии пастьбы.** Фитофаги, сильнее зависевшие от деятельности гигантов, вытеснялись видами, лучше себя чувствовавшими в новых условиях или даже испытавшими конкурентное высвобождение вследствие вымирания исполинов (там же). **Охота** ускоряла этот процесс, дополнительно подавляя сократившиеся популяции угнетенных стадных видов, если они оказывались изолированы в ограниченных подходящих биотопах (Owen-Smith, 1987). Она же парадоксально повышала порой плотность преуспевающих видов в силу своеобразного **«эффекта недопромысла»** (Krantz, 1970). Если хищники уничтожали больше молодь и перестарков, ограничивая численность преуспевающих копытных, то люди позднего палеолита били все возраста без разбора. Интенсивность такого истребления, достаточная для подрыва поголовья гигантов, у более плодовитых жертв могла повышать число детенышей, достигавших зрелости и оставлявших потомство. Процесс еще более ускорялся, если люди осознанно щадили молодняк и беременных самок основной добычи (там же). Теперь такие последствия умеренного, в сравнении с репродуктивным потенциалом жертвы, промысла взрослых особей известны для разных видов лесной дичи (там же) и ряда рыб (Дорст, 1968).

Некоторые приматы и плотоядные вымерли из-за конкуренции с людьми (Krantz, 1970; Martin, 1984), но и на эти вымирания косвенно влияла депрессия популяций гигантов (Пучков, 1989 б).

Снижение разнообразия жертв влекло вымирание части хищников, а изменение состава хищников в свою очередь влияло на конкурентные отношения жертв (там же). Депрессивные популяции животных, вовлеченных во вторичные вымирания, уничтожались теми же факторами, что и остаточные популяции исполинов (см. выше). Часть, если не большин-

ство, вторичных вымираний могли завершиться, когда еще существовали остаточные популяции гигантов, неспособные уже заметно влиять на среду (Пучков, 1989 а). Поэтому возможность переживания американскими хоботными тамошних лошадей (Hester, 1967; и др.) или существование крайне малочисленных мамонтов и шерстистых носорогов до X в. н. э. (Пидопличко, 1951) не противоречит излагаемой концепции.

Не противоречат ей и огромные региональные различия в ходе и размахе вымираний, обусловленные наложением на вышеописанный механизм кризиса других факторов. Ими были: наличие или отсутствие коэволюции гигантов и других животных с людьми в процессе их становления, влияние климата (на вымиравшие виды, на людей и, особенно, на обеспеченность людей пищевыми ресурсами, альтернативными мегафауне), воздействие на людей их врагов и конкурентов, а также иные причины (Пучков, 1989 а, 1989 б). Эти факторы следует рассматривать применительно к каждой зоогеографической области и конкретным вымершим и выжившим видам.

Алексеева Э. В. Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири.— М.: Наука, 1980.— 187 с.
Бадер О. Н. Палеоэкология и люди стоянки Сунгирь // Палеоэкология древнего человека.— М.: Наука, 1977.— С. 31—40.
Биология охраны природы / Под ред. М. Сулей, Б. Уилкокс.— М.: Мир, 1983.— 430 с.
Борисковский П. И. Древнейшее прошлое человечества.— Л.: Наука, 1979.— 240 с.
Будыко М. И. Климат и жизнь.— Л.: Гидрометеоиздат, 1971.— 472 с.
Васильевский Р. С., Бурилов В. В., Дроздов Н. И. Археологические памятники северного Приангарья.— Новосибирск : Наука, 1988.— 225 с.
Верещагин Н. К. Охоты первобытного человека и вымирание плейстоценовых млекопитающих в СССР // Материалы по фаунам антропогена СССР.— Л., 1971.— С. 200—232.
Верещагин Н. К. Почему вымерли мамонты? — Л.: Наука, 1979.— 196 с.
Гладилин В. Н. Роль народонаселения в процессе взаимодействия человека и природы в каменном веке // Первобытный человек и природная среда в плейстоцене и голоцене.— М.: Наука, 1974.— С. 71—78.
Долуханов П. М. Граница плейстоцен—голоцен: природные процессы и социальная адаптация // Проблемы культурной адаптации в эпоху верхнего палеолита.— Л.: Наука, 1989.— С. 18—20.
Дорст Ж. До того как умрет природа.— М.: Прогресс, 1968.— 416 с.
Ермолов Л. Б. Орудия, способы и особенности охоты в каменном веке Сибири // XI конгр. ИНКВА. Тез. докл. Т. 3.— М., 1982.— С. 136—137.
Ермолова Н. М. Охота в каменном веке Сибири // Там же.— С. 137—138.
Ефименко П. П. Первобытное общество.— Киев, 1953.— 663 с.
Иванова И. К. Природные условия обитания людей каменного века в бассейне р. Днестр // Палеоэкология древнего человека.— М.: Наука, 1977.— 244 с.
Керам К. В. Первый американец.— М.: Прогресс, 1979.— 336 с.
Кларк Д. Доисторическая Африка.— М.: Наука, 1977.— 246 с.
Корнієць Н. Л. Про причини вимирання мамонтів на території України // Викопні фауни України і суміжних територій. Вип. 1.— Київ, 1962.— С. 91—170.
Крупник И. И. Арктическая Этноэкология.— М.: Наука, 1989.— 271 с.
Куиличи Ф. Водопой // Знание — сила.— 1974.— № 7.— С. 30—32.
Ливингстон Д. Путешествия и исследования в Южной Африке.— М., 1955.— 392 с.
Массон В. М. Природная среда и система адаптации в первобытную эпоху // Проблемы культурной адаптации в эпоху верхнего палеолита.— Л., 1989.— С. 5—6.
Петрин В. Т. Палеолитические памятники Западно-Сибирской Равнины.— Новосибирск : Наука, 1986.— 142 с.
Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде. Вып. 2.— Киев, 1951.— 264 с.
Пидопличко И. Г. Межиричские жилища из костей мамонта.— Киев, 1976.— 240 с.
Праслов Н. Д. Орудия охоты в палеолите Костёнок // VI координационное совещание по изучению мамонтовой фауны. Тез. докл.— Л., 1991.— С. 43—45.
Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 1...// Вестн. зоол.— 1991.— № 5.— С. 45—53.
Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 2...// Там же.— 1992.— № 1.— С. 58—66.
Родригес де ла Фуенте Ф. Африканский рай.— М., 1972.— 175 с.
Семенов Ю. И. На заре человеческой истории.— М., 1989.— 320 с.
Татаринов К. А. Фауна неогеновых и антропогеновых позвоночных Подолии и Прикарпатья, ее история и современное состояние. Ч. 1 и 2.: Дис. ... докт. биол. наук.— Львов, 1969.— 514 с.
Уайт Э., Браун Д. Первые люди.— М.: Мир, 1978.— 156 с.

Урбанас Е. В. Зубы мамонта из позднепалеолитических стоянок села Костёнки Воронежской области // Млекопитающие Восточной Европы в антропогене.— Л.: 1980.— С. 81—90.
Фризон Д. К. Охотничья стратегия... палеоиндейцев ... // Проблемы культурной адаптации в эпоху верхнего палеолита.— Л.: Наука, 1989.— С. 10—12.
Чубур А. А. Мамонт в верхнем палеолите: добыча охотников или жертва половодий? // VI координационное совещание по изучению мамонтов и мамонтовой фауны.— Л., 1991.— С. 57—58.
Эпизоотология / Под ред. Р. Ф. Сосова.— М.: Колос, 1974.— 536 с.
Anderson A. The extinction of Moa in Southern New Zeeland // Quarternary extinctions.— Tucson, 1984.— P. 728—740.
Baes M. Les reptiles des iles Canaries // Bull. Soc. Zool. France.— 1987.— **112**, N 1—2.— P. 153—164.
Brain C. K. The hunters or hunted? An introduction to african cave taphonomy: — Chicago; London, 1981.— 365 p.
Butzer K. Environment, culture and human evolution // Amer. Sci.— 1977.— **65**, N 5.— P. 572—580.
Cloudsley-Thompson J. Animal twilight.— London, 1967.— 204 p.
Clutton-Brock J. A natural history of domesticated mammals.— London, 1989.— 208 p.
Diamond J. D. Historic extinctions: a Rosetta stone for understanding prehistoric extinctions // Quarternary extinctions.— Tucson, 1984.— P. 824—862.
Gruhn R., Bryan A. The record of Pleistocene megafaunal extinctions at Taima-Taima, Northern Venezuela // Ibid.— P. 128—137.
Guthrie D. R. Mosaics, allelochemics and nutrients. An ecological theory of late Pleistocene megafaunal extinctions // Ibid.— P. 259—298.
Hooijer D. A. Pleistocene vertebrates of the Netherlands' Antilles // Pleistocene extinctions.— New Haven; London, 1967.— P. 399—406.
Hope G. Australian environmental change. Timing, directions, magnitude and rates // Quarternary extinctions.— Tucson, 1984.— P. 681—690.
Horton D. R. Red Kangaros: last of the australian megafauna // Ibid.— P. 639—680.
Kershaw P. A. Late cenozoic plant extinctions in Australia // Ibid.— P. 691—707.
Klein R. G. Ice—age hunters of the Ukraine / Sci. Amer.— 1974.— **230**, N 6.— P. 96—105.
Klein R. G. The fauna of ... Achelean site at ... South Africa // Quarternary Res.— 1978.— **10**, N 1.— P. 69—83.
Krantz G. Human activities and megafaunal extinctions // Amer. Sci.— 1970.— **58**, N 2.— P. 164—170.
Krause H. The mammoth in ise and snow? — Stuttgart, 1978.— 108 p.
Kurten E. The cave bear story.— New York, 1972.— 163 p.
Lithgow T. The possible extinction of Rhino at the Ngorongoro Crater // Afr. Wildl.— 1961.— **15**, N 2.— P. 162—165.
MacNeish R. Early man in the New World // Amer. Sci.— 1976.— **64**, N 3.— P. 316—327.
Mosimann J. E., Martin P. S. Simulating overkill by paleoindians // Ibid.— 1975.— **63**, N 3.— P. 304—313.
Olivier R. Distribution and status of the asian elephant // Oryx.— 1978.— **14**, N 4.— P. 379—424.
Poirier F. Fossil man.— Saint Louis, 1973.— 227 p.
Savidge J. A. Extinctions of an island forest avifauna by an introduced snake // Ecology.— 1987.— **68**, N 3.— P. 660—667.
Shaller G. The Serengeti lion.— Chicago; London, 1972.— 480 p.
Steadman D., Greiner E., Wood C. Absence of blood parasites in ... birds ... South Pacific // Conserv. Biol.— 1990.— 4, N 4.— P. 398—404.
Sutcliffe A. On the track of Ice Age mammals.— London, 1986.— 224 p.
Thorne T. E., Williams E. Desease and indangered species ... // Conserv. Biol.— 1988.— 2, N 1.— P. 66—74.
Whittington S., Dyke B. Simulating overkill ... // Quarternary extinctions.— Tucson, 1984.— P. 451—465.

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

Получено 05.01.91

Некомпенсовані вюрмські вимирання. 3. Перепромисел, недопромисел та інші фактори. Пучков П. В.— Вісн. зоол., 1992, № 4.— Знищення людьми гігантських фітофагів спричинило зміни екосистем і численні вторинні вимирання.

Uncompensated Extinctions in Würm. 3. Overkill, underkill and other factors. Putshkov P. V.— Vestn. zool., 1992, N 4.
All objections against man's principal role in extinctions of Pleistocene gigantic herbivores (more than 1 ton) are not valid. From Eopleistocene to Late Würm primitive hunters became more and more skillful in killing this prey of low reproductive rate. They invented many hunting ways and devices. Skillful "giant-killers" never were so numerous as at

Late Paleolithic. In earlier epochs the human population was far less significant. In later Neolithic and historic times it was incomparably more numerous, but overwhelming majority of men vere no more "big-game" hunters. Being easily found and having the most value among all human prey giants were hunted with zeal even when they became very rare. The hunters rested too numerous for the survival of giants because they kept up their number by using other prey, more fecund than giants. Therefore populations of gigantic herbivores were retained to a deep and steady depression. Such depressive populations were doomed to a destruction by local catastrophic events (severe frosts or droughts, deep snows, floods, etc.), epizootics, degeneration. This is true even for regions, where the depression of prey caused an important decrease of the human population. Such a decrease, for example, was insufficient and (or) belated for the rescue of expiring Siberian mammoths as well as of the "cryophitic-savannah" ecosystems, sustained by giants. The similar situation was repeated in historical times with the extinction of moas and elephants in certain East-African regions during XVIII c. A. D. as well as of elephant-sustained ecosystems.

The depression and subsequent extinctions of gigantic herbivores entailed environmental changes, pernicious for many other animals. This is the principal cause of numerous secondary extinctions supplemented in many cases by different subsidiary or secondary reasons. Some of these reasons are common for all zoogeographical regions. They are: competition with man (for some predators and omnivores), new conditions of predation (with man as the topmost predator and the changing influence of other predatory species; peculiar effect of the "primitive underkill" of the fecund prey described by G. Krantz), increased frequency and intensity of fires (because of the vanishing of the largest grazers and by man-made burning out done for different purposes). There are also factors peculiar for each region. These factors are responsible for regional differences of the Pleistocene crisis.

ЗАМЕТКИ

Тахины (Diptera, Tachinidae) — паразиты пестрянок (Lepidoptera, Zygaenidae) в Крыму.— Для следующих 6 видов тахин подсемейства Exoristinae, выведенных из пестрянок К. А. Ефетовым, приводятся ранее неизвестные хозяева (лишь для *Phryxe prima* было известно паразитирование в *Zygaena carniolica*). *Exorista larvarum* L. выведена из коконов *Zygaena dorycnii* Ochs. (2 ♂, 2 ♀ Казантип, 23, 30—31.08, 1.09.1998), *Lomacantha parra* Rd. выведена из гусениц *Adscita chloros* Hb. (2 ♂, ♀, Казантип, 29.05.1989, 9.05.1990) и из гусениц *A. graeca* Jord. (3 ♂, ♀, Казантип, 30.05.1989, 27.05, 2.06.1990). *Phryxe prima* B. B. выведена из кокона *Zygaena filipendulae* L. (♀, Симферополь, 18.06.1985), из гусениц *Z. carniolica* Scop. (2 ♂, Караулоба, 11—12.06.1989), из гусениц *Z. punctum* Ochs. (♀, Веселое Судакского р-на, 9.06.1989). *Alsomyia capillata* Rd. выведена из гусениц *Zygaena punctum* Ochs. (2♂, Алушта, 4.06.1989, 22.06.1990). *Alsomyia olfaciens* Pand. выведена из гусениц *Zygaena purpuralis* Brünn. (♀, Лозовое, 20.05.1989) и из гусениц *Z. punctum* Ochs. ♀, Алушта, 24.05.1989). *Platymyia antennata* B. B. выведена из кокона *Adscita geryon* Hb. (♂, Симферополь, Битак, 1.06.1990) — **В. А. Рихтер** (Зоологический институт РАН, С.-Петербург), **К. А. Ефетов** (Крымский медицинский институт, Симферополь).